

Vol. XXIII. Nos. 3~4

March~April

植物研究雜誌

THE JOURNAL OF JAPANESE BOTANY

第 23 卷 第 3~4 號 (通卷第 242~243 號) 昭和 24 年 7 月發行

前 川 文 夫*: 植物の生活環を示す方法について

Fumio MAEKAWA: Two new methods, proposed for the descriptions of plant life cycles.

大抵の生物では單細胞から出發して細胞分裂が行われるとそれに應じて組織が増し、個體が展開し、その間に分化が起つて個體の完成に進む。これが世代 (generation) であるが世代の途中で成熟期に入ると生殖細胞が切り出される。生殖細胞は前の世代と同様の細胞分裂から生長を續ける。かくて世代は繰返される。最簡の二分裂 (binary fission) をして各細胞が夫々一個體となる類ではその度毎に新世代の出發となるが、種子植物の如きものでは面倒な時間のかゝるコースをとつていつかは繰返す。この長いコース中の出發點から繰返し點迄を區切つて生活史 (life history) という。ところで今出發點と繰返し點とを較べると近似値的に一生物的には全く一等しいので、この等しいところで二つの生活史を結びつけて考察すると、繰返しの様相を始め生活史そのものがずっと明瞭になつて来る。この結びつきの場所はどこがよいかといへば、個體の展開を自然的な連鎖であるとみるから、生殖細胞が切り出される (この細胞が現實に前の世代の體そのものから離脱しなくてもよい。機能的にその細胞が離れることを意味する) ところを基にして繰返しの結びつきを行へば最も明瞭で理解し易い環が出来る。この環が生活環 (life cycle) である。生物は大小種々のしかも質の異なる各群に特有なこの環の上をぐるぐる廻つていると見ることが出来るのである。そしてこの各群にそれぞれ特有だという今迄の経験による智識が、實はこれを分類の大きな形質の一つとして我々に採上げさせているのであるし、私もその妥當性を認め、更にもつと深く掘り下げ、より廣く使用したいと努力しているのである。

さてこの生活環を示すに當つては今迄でも多くの生物學書に色々な方法や様式が記載發表されている。それにもかかわらずまことにその理解を困難乃至は晦澁にしている面が氣付かれずにいるように思われる。主なそうした面は二つある。一つはそれぞれの群の大きさに應じて、その示す生活環も亦固有の度が異なる筈であるのに、その事が見逃

* 東京大學理學部植物學教室

がされる傾向があつた。ある種はそれに固有の生活環を持つている。しかしその種が属している階級の上での、より大きな群の生活環は必ずしもその種の固有の生活環そのまゝではないのであつて、種に對してのみあつた固有性のある部分を捨てて、もつとより根本的な、より普遍的な部分だけを掘り出すのでなければならないのである。このことは種より大きい相互の間には上下のある群同志の間についても同じである。即ち生活環の中に登場する種々の形質についての進化史的な價値の大小の識別を必要とするのであるが、これはとにかく混同されていた。たとえば褐藻類の生活環がコンブ型、マチモ型、アミジグサ型という風に分けられ、これは主として世代の長さの相對的相違に重點を置かるべきであるのに、孢子の動、不動がその中に同じ強さでからまつていて、理解を妨げるなどはその例である。

今一つの面はその表現法の不完全或は不適當である。著書によつて夫々趣巧を凝らしてあつて興味が深いのであるが、肝心の同じ著書の中にある別の群との間に少しも比較が出来ないような圖なり、方式なりが使用されている。従つて各群の意義の理解が困難であつた。私はこれらを何とかしてもつと明瞭でしかも比較の出来る形で表示し、そしてそれによつて夫々の植物群の相違を掴み易くする方法を見出すことに努力して來たのであるが、それについて一應の到達の段階を以下に述べて、大方の御批判と御援助を得たいと思うのである。

先ずはじめに重要なことは生活環の表示法が有効であるためには、植物の生活環に最も普遍的な形質がよく表示されるものでなければならないことである。それには植物の生活環と動物のそれとの相違も見極めねばならないが、その兩者に適用出来ることも必要である。一般に生物には細胞の分裂分化による生長段階 (growth stage) と、それから生殖細胞の切出される生殖段階 (reproductive stage) とがある。單細胞生物の二分裂の場合には、この分裂は單細胞の個體が増す點からは生殖の様にも見えるが、分裂した細胞が相互間に連絡がないだけだとすれば、分散した個體とも考えられる。そしてかゝる分散個體 (dispersed individual) としての生長と、分離しているという點での生殖とが、同時に重なつて行われているとみることが出来る。この意味でかゝる生活環は一點で表現される(第1圖)。これを全環型生活環 (holocyclic type life cycle) と名づけている。單細胞生物で、二分裂のみによる増殖しか知れていないものは多くはこの型に屬する。

次にかゝる全環型の中に生長段階と生殖段階とが區別されるようになれば、こゝに比較的長いそして數個以上の細胞から成る生長段階と、その中の細胞が單一に切出される短い生殖段階とを認めることが出来る。これは單環型生活環 (monocyclic type) である(第2圖)。この型で夫々の段階の窮極相としては、成熟した多細胞體と一個の生殖細胞とがある。そこで軸と原點を求めてこの原點に生殖細胞を置き、右方へ生長するにつれて體の増大に應じた距離を原點から取つて行くとその線上のある點で生長段階の

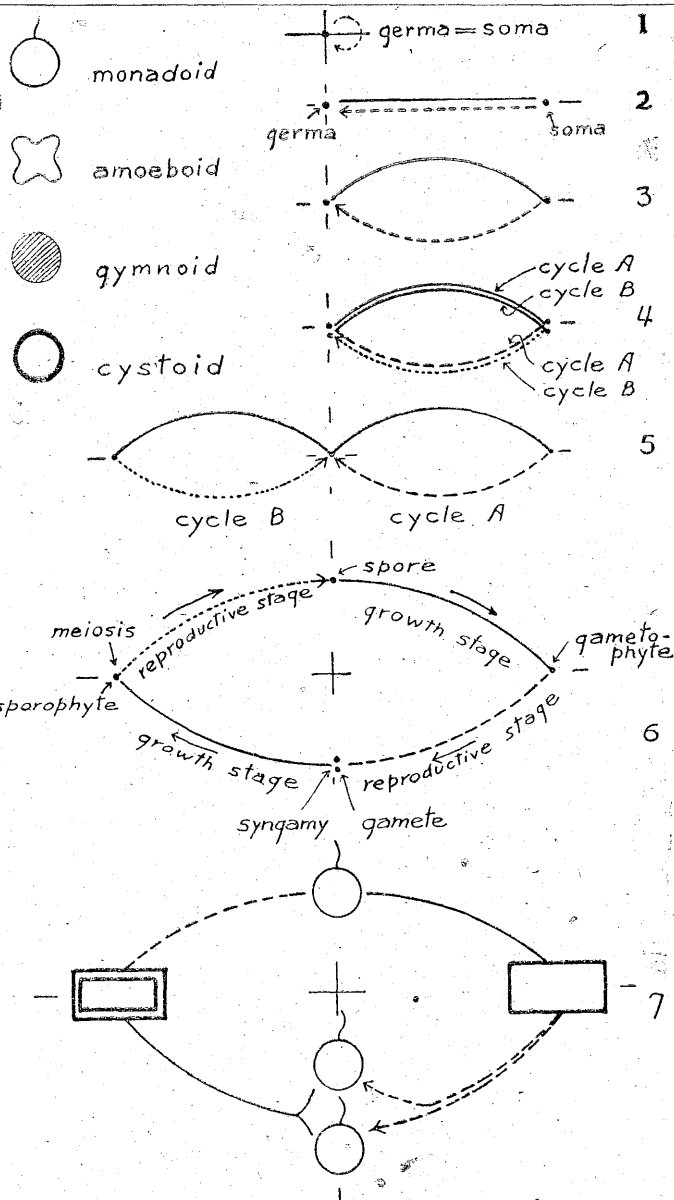


Fig 1. 全環型 (holocyclic life cycle). 2. 單環型 (monocyclic life cycle) を樞軸上の點で示す. 3. 同上 (ditto) を環狀に表現する. 4. 二環型 (bicyclic life cycle) の表示. 5. 同上二つの環を左右にひるげたもの. 6. 更にそれのわかれをもどして胞子と配偶子との位置を區別したものの、これが基本型となる. A 環の生殖段階を示す破線の先に矢印のないうのは、繁殖の際の脱落につき加えられたい. 7. アオノリ (*Enteromorpha*) を材料として上記に夫々生殖細胞と體とにおける主な特徴を加えたもの. なお左肩の四つは細胞基本相の圖記號. (前川原圖)

窮極相を表現出来る。そしてこの成熟した窮極の點から再び原點にもどすことを以て生殖段階の生殖細胞の切出しを示せばこゝに單環型生活環は原點から右への軸上を上下する往復の二線で表現される。そして生長段階における量的相違はこの一方の線の長さ按比例して與えることが出来る。綠藻類に例をとるならば *Ulothrix* の生活史の大部分や *Schizomeris* などはこれである。二線をそのままでは表現不充分であるから、生長段階を直線のまゝとし生殖段階にはその窮局相のところに矢印を附して區別すると共に、生殖細胞は原則として親の體から離れてゆくからそれを破線で示す。即ち第 2 圖となる。

更に二線の接近がまぎらわしいので生活環の環という意を汲んで夫々を曲線にすると第 3 圖の如くなる。これがこれからの基準となる。

次に眼をアオノリに轉ずるとこゝに二環型生活環 (bicyclic type) が登場する (第 4 圖)。アオノリの鞭毛を持つた遊走子がどこか附着點をみつけるとそこで附着したまゝ細胞分裂をはじめて體が次第に大きくなる。遊走子は一種の生殖細胞であり、その生長段階が體を作るわけである。この體は大きくなつて再び生殖細胞を切り出す。この生殖細胞は前述の遊走子と大同小異であるが、重大な相違點はそれ自身單獨には分裂して生長段階に入ることが出来ないことである。即ち形態的には遊走子と同じだが、生活環の完成の上には大きな制約を受けており、この制約はこの細胞自身の potential の問題と思われる。かゝる生殖細胞は配偶子 (gamete) であつてアオノリの場合には雌雄同型でその間に區別が出来ない。配偶子が合體 (syngamy) を行つたものは接合子 (zygote) というが、これはすでに鞭毛を捨てた細胞で基物に固着し、やがて分裂すると多細胞の體への出發となる。この體はさきの遊走子が發芽して出來た體と同形同大でこの兩者も外觀的に區別は不可能である。しかし接合子から發達したものは核内の染色體數としては二つの配偶子から受けついだ夫々 n 個の染色體 2 組が入っているので $2n$ であるのに反して、配偶子を切出した體の方は n 個 1 組ずつしか持たない點で全く違つている。

かゝる染色體數の持ち方を核相 (nuclear phase) というが、核相 n の體は配偶子を切出すもとの體だから配偶體 (gametophyte) といい、核相 $2n$ の體はその後胞子を作り出すもとなるので造胞體 (sporophyte) という。この造胞體から胞子 (この場合には鞭毛があつて泳ぐから (zoospore) という) が切出される時に核相 n に還元する手段として廣く減數分裂が行われる。こうして出來た遊走子は再びはじめに述べた行動を繰返すのである。生殖細胞 (遊走子) → 配偶體 → 配偶子という A 環とこの配偶子の合體 → 造胞體 → (胞子遊走子) という B 環との二つを通ると生活環はもとへもどるのである。A と B とは順次に A → B → A → B → と交代して行くし、核相の問題を除けば殆んど等しいのであつて、従つてこの二環型生活環は第 4 圖の如き二重の同心環で表現出来るのである。

それでも單環型との區別がよくわかる。しかし表現としては二重に重なるための不鮮明を免れないので、こゝに約束を設けて AB 二環を離して記す方法をとる。即ち基點を含んでその右に核相 n を、左に核相 $2n$ をとる。そうすれば基點の生殖細胞を中心に左

右に相等しいひろがりを見せた生活環が 8 の字を横にした様な形相を以て表示されることになる(第 5 圖)。こうして二環という點はよく示されるが生殖細胞の二つの様相が基點の上に重なつてしまつて、先程の環の二重による不鮮明と同じ様な缺陷があるので、これを除くために今度は基點上の生殖細胞を縦軸上に距てゝ記す様にする。それと同時に左側、即ち $2n$ の方の環を紙面の上下で反轉させると、基點を中心として點對稱になつた A 環と B 環とが縦軸で開いて、左右に長い扁圓形の生活環が出来上がり生活環の進行は常に右廻り(時計廻り)となる(第 6 圖)。植物界ではこの二環型生活環が壓倒的多數を占めているので、この中の種々の亞型を最もよく表示し且つ又同時にさらに環の多い特殊例に對しても容易に比較記述が出来る形式の生活環として、この扁圓形を採用したい。生殖細胞と體の關係等を一般の植物にひろく適合するものとして説明したのが第 6 圖である。

しかしこの原則的な表示で生活環の存在と廻轉様式とは規定し表示出来たが、各群での生活環のよりよい表示としてはその中で示す重大な形質と各段階の大きさと形相とを表示することが必要である(第 7 圖)。先づ生殖細胞のところから始めるとこゝには小圓を描いて先づ單細胞であることを示す。その示す基本的形相としては生物細胞生活相を規定した際に用いた圖記號を使う※(第 5 圖の左肩の四つ)。たとえば生殖細胞にも種々な生活相があり鞭毛型生活相(monadoid phase)がもつとも多いように見えるが、そうした動物子としての遊走子、動配偶子としての精子などの外に、包膜型相(cystoid phase)となつた孢子や雄精體や膜のある卵細胞の場合や、膜を持たぬ裸出型相(gymnoid phase)ともいえる卵細胞や花粉管内の雄細胞などもある。或はアメーバ型相(amoeboid phase)のものもあろう。これらを表示するにはアメーバ型相と鞭毛型相と裸出型相とは細胞膜がないのでそのために描いた輪廓は單に細胞の界面という意味の表示であつて細い線を使うが、包膜型相は細胞膜の存在を示すものとして太い線を使う。アメーバ型相は變形可能を表示するために小圓を糸卷形に歪めて置き、裸出型相は斜線を加え、鞭毛型相は鞭毛の存在を示すために頂にうねつた鞭毛を一本つける。(今は鞭毛の數や性質、又はその位置を全然問題にしないで鞭毛型相であることを表示するにとどめてあるが、別の群の間、たとえば綠藻類と褐藻類、或はコケ類というように配偶子に形質上の異點が多く又それを示すことの必要な場合には第 8 圖の如くに鞭毛型相であることが一見してわかる範圍内で夫々の特徴、たとえば動物ならば後方に 1 本ある點を、アオノリならば 2 本等長のものが頂生する點を、變形菌ならば頭に 1 本ある點を、コンブならば異長の 2 本が側方にある點を、コケ類ならば精子の體がらせん形となり頂に 2 本が後向きにある點などを目標とした圖記號を以て一般的表示のものとつかへればよいのである)。これらの生殖細胞から體へのコースは生長段階であつてこれは前に

※ 前川文夫：植物細胞の基本相について 植物學雜誌 61: 78-81 (1948) の第 1-2 圖

も述べた様に實線で示す。實線は各細胞がお互にはなれずに集團していることを表わす。體は殆んどすべて包膜相であるからこれは變形菌類の變形體 (plasmodium) や綠藻類中の多核體 (coenocyte) などの表現には夫々單細胞の圖記號を大形にして使うが大部分のものでは長方形で示す。輪廓は細胞壁の存在を意味して太くして置く。この體の大きさはすでにその横軸上の位置で示されているのであるから長方形の中心を以

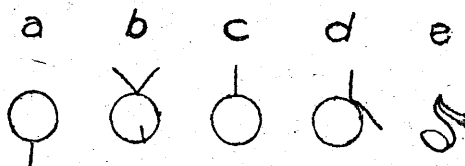


Fig. 8. 鞭毛壺相 (monadoid phase) を更に詳述するに際し
使う圖記號の例。

a. 動物 (Animal) b. 綠藻類 (Chlorophyceae) c. 變形菌類 (Myxomycetes) d. 褐藻類 (Phaeophyceae)
e. 蘚苔類 (コケ類) (Bryophyta) (前川原圖)

てその位置と定めて置き、實際の長方形の大きさ (寧ろ左右の幅) は體の分化の度を大體示すものとする。同じ群内では大體大きいもの程分化度も高いから大體基點から遠いもの程大きく書くことになるが、違う群との比較の時には種々の大小の關係になるであろう。なお體の輪廓は核相をも示す。配偶體は n 相だから一重にし、造胞體は $2n$ 相だから二重にする。こゝにはないが菌類の $n+n$ 即ち二核體 (dicaryont) は核はまだ $2n$ に入る準備期のまゝでいるのだから不完全な $2n$ とみることが出來、從つて外の輪廓を破線にして置く。又種子植物の胚乳體 (xenophyte) や三倍體植物 (triploid) などは三重環で $3n$ なることを示す。配偶子は再び孢子のと同じ約束でよい。アオノリでは兩者共に鞭毛型相であるからその圖記號 2 個を上下に並べて同大同形にするが、もしも異型配偶子ならば大小とし、授精の場合は夫々別の記號を用い、常に上方を雄、下方を雌と決める。アオノリの配偶子は體外合體で共に配偶體から離れて行くのであるから、矢印線は破線で示す。次にこの 2 個の合體は實線 2 本を合することで示しそのまゝ生長段階として造胞體につづく。必要のある時は 2 本の線の結合點に接合子を $2n$ の單細胞という位置で二重環の小圓に加えることも出来るがこの圖では省略してある。造胞體は二重環になつてゐる以外には、アオノリでは配偶體と區別がつかぬ位に似ているから、同形同大同一位置に置いてある。その點で基點の左右に相稱になる。次にその體上に遊走子嚢が出來て遊走子が泳ぎ出す。これは脱出であるから矢印の破線で示す。又減數分裂の生起は遊走子の記號が單輪であり、造胞體が二環であることからして自ら説明されている。

進化的には全環型→單環型→二環型となつてゐるが、これにはたつた一通りのコースではなく種々のコースを経たと思われるが、今各環の大小と核相とを問題として基本的のものをあげると第 9 圖のようになる。こゝでは生殖細胞はすべて單細胞の小圓で示されている。たとえば動物一般は偽複相體 (semidiplont) の如きもの——植物で

は *Chlamydomonas* に見られるもので胞子と配偶子と接合子としかなくていずれも単細胞體である。接合子が $2n$ 相であるから B 環の方には小さいながら體があるが、A 環

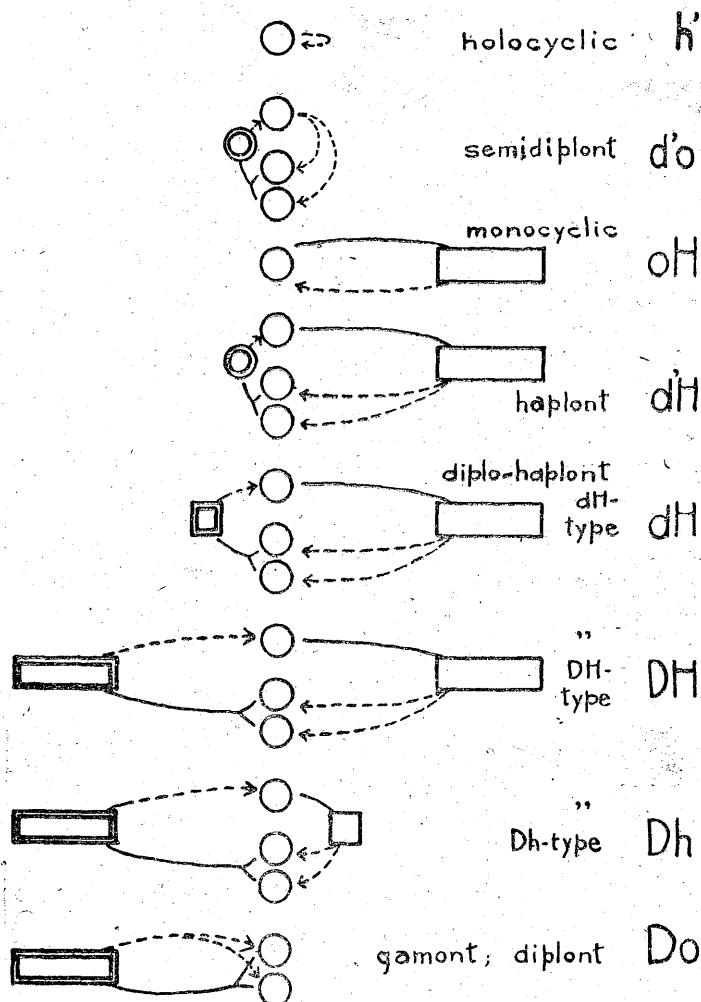


Fig. 9. 核相 (nuclear phase) を主とした生活環の諸型式
 h' . (全環型 holocyclic) $d'o$. (偽複相體 semidiplont)
 oH . (單環型 monocyclic) $d'H$. (單相複 haplont)
 dH . (dH 型單相 dH -type diplohaplont)
 DH . (DH 型單複相 DH -type diplohaplont)
 Dh . (Dh 型單複相 Dh -type diplohaplont)
 Do . (複相體 diplont 動物ではガモント體 gamont)

の方は體を缺くとみられる。さらに胞子があるまゝ配偶子を兼ねてしまう時には動物の $2n$ 體が配偶體を兼ねた普通的生活環となり、あとは $2n$ 體の分化發達の相違だけが残る。植物の單環とは違つた單環が得られるが、これは上記の様なコースを経て B 環だけと見られ、植物は A 環を主にしたと見られる。

動物の一般的な表示は第 9 圖の最下のもので示され體は核相上は造胞體だが配偶子を出す點で配偶體でもある。これは Renner (1916) に従つてガモント體 (Gamont) と呼び、植物の類似形とは進化史を異にする點で區別したい。

植物の場合は單環型の中に合體する胞子が生じ、それもはじめは多數回の單環型をくりかえす間に稀に起るのであるが、やがて合體が常道となつて二環型の基礎が出来る。しかしこの二環型の B 環はきわめて貧弱で接合子そのものだけで代表されている。即ち單細胞體の $2n$ 相しかない。かゝるものを單相體 (haplont) と呼ぶ。これは極端に一方即ち A 環にずれた二環型である。綠藻でヒトエグサ (*Monostroma*) やヨロワミドロ (*Sphaeroplea*) などがこれである。この型では接合子の分裂は即ち減數分裂であるが、この減數分裂の生起が後れると、造胞體の成立を結果するに到り、遂に造胞體の發達をさえひき起すのが植物での進化の主型とみられる。これを單複相體 (diplohaplont) と呼ぶ。これについては屢々 diplo-haplobiont の語が宛てられている。前述の haplont に對しても haplobiont の語を宛ててある。このことは共に誤りであつて Sydelius (1921) が haplobiont, diplobiont の語を新定した時には一つ的生活體を持つものを前者に (例えばアオミドロの如きもの)、二つ生活體を持つものを後者に (例えばシダ類) したのであつて、核相の直接表現とは無關係である。それをいつ頃からか誤用し、しかも diplo-haplobiont の如きものまで出来てしまつたのは或は Wettstein あたりの誤用に基づくかも知れない。この單複相體と一概に云うものも内容は種々であつて一括して置くことは却つて理解を妨げるから、AB 兩環の大きさを相對的にみて $B < A$, $B = A$, $B > A$ の三群に區別すべきであると考え。それには單相 (n 相) = haploid 及び複相 ($2n$ 相) = diploid の夫々頭文字をとり、大型のものを H, D の大文字で示し相對的に小形の程度の甚だしいものを小文字で d, h と示し、その組合せで表わすと $B < A$ は **dH-type**, $B = A$ は **DH-type**, $B > A$ は **Dh-type** とすれば表示に都合がよい。この考えは擴張して單環型は複相を缺くことから零とみて oH で、又單相體は極めて小さい複相があるというので d' とすれば **d'H** で表わすことが出来て便利である。これを第 9 圖の右脇に添えてある。こうすると **dH 型單複相體** (たとえばコケ類、褐藻類のムナモリ型)、**DH 型單複相體** (たとえばアオノリ類、褐藻類のアミジグサ型)、**Dh 型單複相體** (たとえばシダ類、褐藻類のコブ型) がはつきりする。たゞ進化のコースは色々で $DH \rightarrow dH$ もあれば $dH \rightarrow DH$ もあろう。褐藻類やシダ類と種子植物との間などをみると $DH \rightarrow Dh$ の傾向は明らかに看取出来、體制その他の點で複雑でいて進化度の高い群は h がますます小さくなる傾向性を見せている。コブ類の少數細胞より成る配

偶體や被子植物の花粉の發芽或は胚嚢の如き、みな顯微鏡的存在になつてゐるがなお h を辛うじて少數の細胞集團として維持している。しかるに褐藻のヒバマタ、ホンダワラ類では動物におけるガメト體と相似な生活環になつていて精子と卵細胞とを造胞體上に作る。生活環としては單一の環しかないがその核内容は單環型ではない。褐藻における進化の傾向性やヒバマタ類が褐藻中最高度の體制分化をとげている點からして、これは Dh がさらに一步すすんで h を喪失した D のみによる一つの環と考えられる。これを複相體 (diplont) といひ Do で示す。單環、二環を通じて主な型は第9圖の如き系列に配置出来るのであつて、これにさきに述べた各段階の生活相、體制、分化度などを必要量だけ添えて記述比較すれば各群夫々の特徴を極めて端的に表現しうると考えるものである。

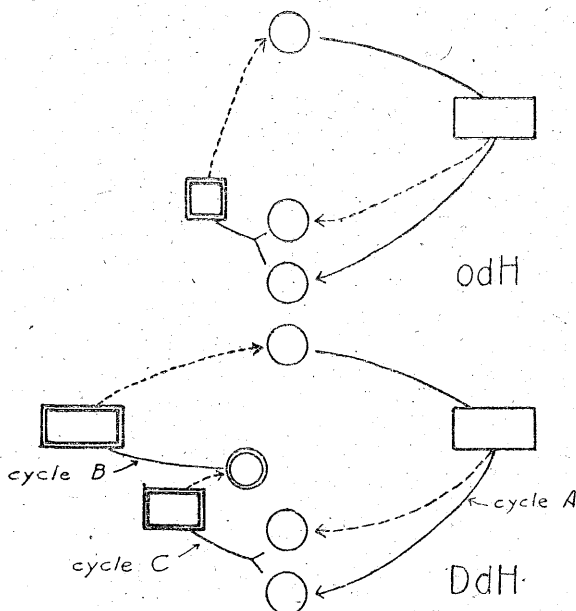


Fig. 10 三環型生活環の例. (tricyclic life cycle)

紅藻類 (Rhodophyceae) のカワモズク (*Batrachospermum*) では單環型に減數分裂の遠延として果胞子體 (Carposporophyte) の挿入があつて odH となる。一般の紅藻類は單環型から更に DH 型に入り、これに $cycle C$ として果胞子體と果胞子とが $2n$ 相として加はつて三環型になつてゐる。 (前川原國)

植物では複雑な生活環がある。群に依つて極めて異なるがこれを上述の表現法を以つて描くと、その特質が甚だ明瞭となつて来る。今こゝには紅藻類の三環型生活環 (tricyclic life cycle) を例に述べてみよう。菌類 (殊に寄生菌類の生活環の如き) の三

環乃至五環型 (pentacyclic life cycle) にも及ぶものがあるが、それは又別に述べたいと思う。

紅藻類の一つの特徴は果胞子 (carpospore) の形成と果胞子體 (carposporophyte) の存在とである。ウミゾウメン類はこの果胞子體が甚だ簡單でしかも核相的にも殆んど $2n$ にとどまつていないものであるが、これをカワモズク (*Batrachospermum*) について生活環上の位置を表示すると第 10 圖の上の如くなる。左側の小さい二重環の體が果胞子體にあたる。即ち gonimoblast であつて、カルポゴン (carpogonium) が受精すると分裂して生じた短かい枝である。これははじめ $2n$ だが減數分裂して、はしから n 相の果胞子として準備されるから $2n$ 體としてはきわめて小さい。しかも實線で配偶體へつづいていることが示されている。この $2n$ 相は B 環の體にはあたらないと思われる。即ちカワモズクは本來 oH 即ち單相體であるが、これに別の環即ち C が挿入されたものと思われる。この事は次の紅藻一般との比較でよくわかると思う。即ちテングサの如きを例にとると n 相の配偶體と全く同大同形の四分胞子體がある。これは $2n$ 相であり、四分胞子を作る關係などから推しても配偶體と丁度對稱の位置に來るものであつてこれが B 環の體である。果胞子體は別に配偶子即ちカルポゴンと雄精體との受精の結果 $2n$ 相として成立し、カワモズクと同じく配偶體の體内にある。たゞ違ふところはあく迄 $2n$ 相を維持し、そして果胞子を切出すに到つてもなお $2n$ 相の胞子という珍らしい形式を維持するのである。この果胞子が發芽して四分胞子體即ち造胞體になる。こゝでカワモズクと比較すればカワモズクの果胞子體がテングサなどの果胞子體の程度に迄分化していないことや、それが實は C 環に屬して B 環は缺けていることが自然に諒解されるであらうと思う。紅藻類はどうやら C 環の存在に大きな進化の上の傾向性があると思われる。二環型の時の記號を利用してカワモズクは cdH 紅藻一般は DdH という三環型の中の一つとすることが出来る。そして第 10 圖にしても、又この記號にしても二環型との相違及び類似 (場合によれば共に類縁を示す) を良く表示することが可能である。

Résumé

Two new methods, the one of them is diagrammatic and the other, formulative, are proposed here to describe more clearly and to compare more easily each of plant life cycles.

The principles of them can be detected in figs. 1~10.

References.

Maekawa, F. Fundamental life phases in plant cells. Bot. Mag, Tokyo, 61: 78~81 (1948)(in Japanese).

Svedelius, E. Einige Bemerkungen über Generations-wechsel und Reduktions-teilung. Ber. Deut. Bot. Gesel. 39: 178~187(1921).